

Le cotylédon des Monocotylédones

J.-L. GUIGNARD

Résumé : Monocotylédones et Dicotylédones dérivent d'ancêtres qui possédaient au moins deux cotylédons. Chez les Palmales, dont l'embryon présente des caractères archaïques, le centre quiescent caulinaire se forme au sommet, dans l'axe du proembryon, mais un seul cotylédon se développe repoussant sur le côté la zone quiescente à l'origine du méristème caulinaire. Chez les autres Monocotylédones le développement du cotylédon se confond avec celui de l'apex du proembryon et la zone quiescente à l'origine du méristème caulinaire se trouve d'emblée différenciée en une position plus ou moins latérale selon les groupes (étage *l* ou *l'* des embryogénistes) : il y a accélération ontogénique. Dans tous les cas aucun avortement de l'axe primaire du proembryon n'est à envisager.

Summary : Monocotyledons and Dicotyledons are issued from ancestors which have at least two cotyledons. In the Palmales, where the embryo shows archaic characters, shoot apical quiescent centre is positioned at the top and in the axis of embryo, but only one cotyledon arises pushing on the side the quiescent zone. In other Monocotyledons the development of cotyledon become identified with the one of embryonary top and the quiescent zone at the origin of shoot apex is differentiated from the beginning in a more or less laterally place according to the different taxa ; there is an ontogenic acceleration. In all cases no abortion of the primary axis of embryo is to be considered.

J.-L. Guignard, Laboratoire de Botanique, Faculté de Pharmacie de Paris-Sud, Rue J.-B. Clément, 92290 Châtenay-Malabry, France.

JACQUES-FÉLIX (1982) dans un important article paru dans cette revue et intitulé « Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon » estime que l'embryon des Monocotylédones (embryon coenogénétique) correspond à un protocorme ramifié « ce qui renforce l'idée d'une autonomie complète des Monocotylédones » et « conduit nécessairement à en situer l'origine dans une souche ancestrale distincte ». Cette position « en permettant de se libérer des théories cotylédonaires (...) sortirait l'embryologie des Monocotylédones de sa crise ».

Depuis nos recherches sur l'embryogénie des Graminées (1962), un certain nombre de résultats fondamentaux ont été obtenus concernant l'embryogénie des Cypéales (JUGUET, 1971), des Liliales (LONGEVIALLE, 1973), des Palmales (HACCIUS & PHILIP, 1979) et des Hélobiales (SWAMY, 1980 ; LY THI BA, 1981) qui permettent de mieux comprendre l'embryon des Graminées et de poser une interprétation d'ensemble de l'embryon des Monocotylédones. Nous rappellerons les modèles proposés par JACQUES-FÉLIX et nous-même pour l'embryon des Graminées, puis de façon plus générale pour celui des Monocotylédones. Nous préciserons ensuite les modalités de la mise en place du ou des cotylédones chez les Di- et Mono-cotylédones avant d'envisager les différents types embryonnaires rencontrés chez ces derniers.

LES INTERPRÉTATIONS EN PRÉSENCE

1. L'embryon des Graminées

L'interprétation à laquelle est arrivée JACQUES-FÉLIX (1957) en se basant sur l'étude morphologique d'embryons et de plantules appartenant à diverses tribus tropicales, *Bambuseae*, *Oryseae*, *Paniceae*... et celle que nous avons donnée en 1962 à la suite de l'étude de l'embryogenèse chez 36 espèces coïncident largement :

- le coléoptile est la première feuille ou préfeuille de la gemmule ;
- la coléorhize est l'écorce de la radicule embryonnaire dégradée ; la racine ou les racines qu'elle contient sont d'origine adventive ;
- le mésocotyle est le premier entre-nœud de la plante ;
- l'épiblaste est une feuille virtuelle axillant la gemmule (JACQUES-FÉLIX) ou un simple appendice de la coléorhize (GUIGNARD).

Les différences portent sur :

- le scutellum, protocorme (ou axe proembryonnaire limité à ses deux extrémités) correspondant à l'ensemble nœud-épicotyle-hypocotyle pour JACQUES-FÉLIX ; feuille cotylédonaire différenciée en suçoir et prolongée par l'hypocotyle pour nous ;
- l'interprétation de la gemmule, résultant de la ramification du protocorme donc axillaire selon JACQUES-FÉLIX ; issue directement de l'embryon donc à valeur de bourgeon terminal bien qu'ayant acquis une position latérale pour nous.

Ultérieurement, sans véritablement revenir sur nos conclusions, nous avons envisagé à titre d'hypothèses devant être confirmées par l'organographie ou mieux encore par des recherches physiologiques (culture d'organes par exemple) une possible nature adventive du point végétatif (GUIGNARD & MESTRE, 1970) s'accompagnant d'une ramification précoce de l'axe végétatif (GUIGNARD, 1975), ce qui permettrait de mieux comprendre la superposition du coléoptile et de la feuille cotylédonaire. Nous pensons que ces tentatives ne doivent pas être retenues.

2. L'embryon des Monocotylédones

L'interprétation de l'embryon des Graminées, pour être satisfaisante, doit s'intégrer dans une conception générale de l'embryon des Monocotylédones.

Pour JACQUES-FÉLIX (1958a et b ; 1982a et b) l'embryon des Monocotylédones est un protocorme dégénéré en raison de la fonction de suçoir qui lui est dévolue au cours de la germination de la graine. Il s'initie un bourgeon axillaire assurant le développement de la plantule : le protocorme est ramifié ce qui est attesté chez les Graminées par la posi-

tion de la préfeuille (le coléoptile) et chez les autres Monocotylédones par des organes homologues, les ligules et ochreas cotylédonaire. Chez les Orchidées, l'apex ne dégénère pas et reprend sa croissance après action d'une mycorhize : le protocorme n'est pas ramifié. On aboutit ainsi chez les Monocotylédones à *deux types* d'embryon selon que leur protocorme est ramifié (le cas général) ou non (les Orchidées).

D'une façon assez similaire, nous pensions, lors d'une tentative de généralisation (GUIGNARD, 1975) qu'il existait deux types d'embryons, l'un rencontré chez les Monocotylédones les plus archaïques (Potamogétonales par exemple) correspondant à un type non ramifié chez lesquels le point végétatif est déporté sur le côté, l'autre caractérisant la majorité des Monocotylédones et chez lesquelles le point végétatif initié au sommet de l'embryon avorte, remplacé par le développement d'un bourgeon adventif sur le côté (embryon ramifié).

La réalité est certainement plus simple.

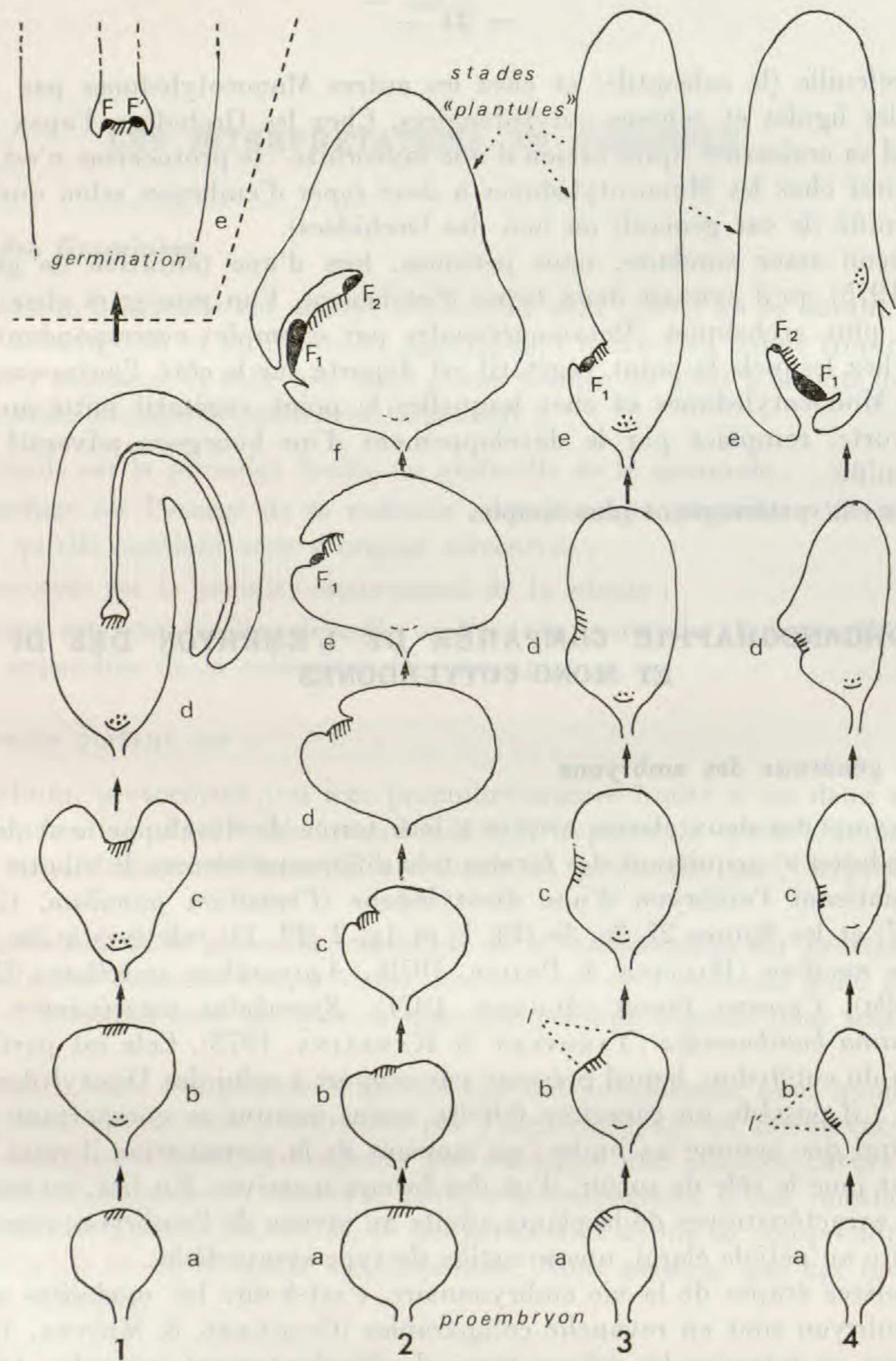
ORGANOGRAPHIE COMPARÉE DE L'EMBRYON DES DI- ET MONO-COTYLÉDONES

1. Caractères généraux des embryons

Les embryons des deux classes arrivés à leur terme de développement dans la graine (« embryons adultes ») acquièrent des formes très différentes comme le montre la figure 1d (Pl. I) schématisant l'embryon d'une dicotylédone (*Cerastium pumilum*, GUIGNARD & MESTRE, 1967) et les figures 2f, 3e, 4e (Pl. I) et 1g, 2 (Pl. II) relatives à des Monocotylédones : *Cocos nucifera* (HACCIUS & PHILIP, 1979), *Agapanthus umbellatus* (GUIGNARD & MESTRE, 1969a), *Cyperus fuscus* (JUGUET, 1971), *Sporobolus tenacissimus* (GUIGNARD, 1962), *Melocanna bambusoides* (YAKOVLEY & KAMELINA, 1973). Cela est particulièrement net au niveau du cotélydon, lequel présente par rapport à celui des Dicotylédones plusieurs particularités : il possède un caractère foliaire moins marqué se comportant plus comme un pétiole élargi que comme un limbe ; au moment de la germination il reste à l'intérieur de la graine et joue le rôle de suçoir, d'où des formes massives. En fait, on retrouve naturellement des caractéristiques de la plante adulte au niveau de l'embryon, comme la feuille souvent réduite au pétiole élargi, une insertion de type sympodiale...

Les premières étapes de la vie embryonnaire, c'est-à-dire les modalités de construction du proembryon sont en revanche comparables (GUIGNARD & MESTRE, 1969b) : chez les deux classes on retrouve les mêmes types de développement (périodes, tétrades, quadrants...) même si quelques particularités peuvent être observées (SWAMY & KRISHNAMURTHY, 1977). Il n'en n'est pas ainsi des proembryons de Ptéridophytes et de Gymnospermes.

Les différences apparaissent lors de la différenciation du ou des cotylédons : tandis qu'il se développe deux primordiums cotylédonaire chez les Dicotylédones, chez les Monocotylédones pour des raisons mal connues — sans doute le mode de croissance sympodiale de la plante adulte dû, peut-être lui-même, à un habitat primitivement aquatique (ТАКХТАЖАН, 1966) — il ne se différencie qu'un seul primordium cotylédonaire.



Pl. I. — Comparaison des modalités de construction de l'embryon chez les Mono- et les Di-cotylédones : 1, *Cerastium pumilum* (Caryophyllacées) ; 2, *Cocos nucifera* (Palmiers) ; 3, *Agapanthus umbellatus* (Amaryllidacées) ; 4, *Cyperus fuscus* (Cypéracées). Pour ces quatre espèces les Auteurs ont publié des microphotographies sur lesquelles les zones quiescentes caulinaires peuvent être localisées grâce à la forme et à la coloration de leurs noyaux. Chez *C. pumilum* et *C. nucifera* le centre quiescent (zone hachurée) se forme dans l'axe du proembryon ; il se forme déjà en position latérale chez *A. umbellatus* (au niveau de l'étage *l* correspondant aux cellules issues du blastomère apical du proembryon ou « octants » supérieurs) et nettement sur le côté pour *C. fuscus* (étage *l'* correspondant aux « octants » inférieurs). Le centre quiescent racinaire (en pointillé) s'individualise très tardivement chez les Palmiers, parfois seulement lors de la germination. En noir les primordiums foliaires : F et F' ne se différencient qu'à la germination chez la majorité des Dicotylédones ; F₁ puis F₂ apparaissent dès le stade séminal chez les Monocotylédones.

2. Mise en place du ou des cotylédons lors de l'embryogenèse

Une comparaison valable des processus de leur différenciation ne peut être réalisée que si l'on tient compte de la mise en place du centre quiescent (*cq* ou *zaq*, zone apicale quiescente) du futur méristème caulinaire.

Une difficulté vient de ce que la plupart des descriptions embryogéniques ne le mentionne pas. C'est que la notion de centre quiescent est relativement récente, qu'il est techniquement difficile à mettre en évidence et que les embryogénistes n'ont commencé à s'y intéresser qu'à partir des années 60 (CLOWES, 1961 ; RONDET, 1965 ; MESTRE & GUIGNARD, 1967...). Or, si la détermination de ce centre présente peu d'intérêt pour l'embryogenèse des Dicotylédones (il est toujours situé au sommet du proembryon dans l'axe de l'organe) il n'en n'est pas de même pour celle des Monocotylédones.

Il ne faut pas oublier non plus une différence importante entre l'embryon de ces deux classes qui masque les comparaisons si elle est méconnue : chez les Dicotylédones le point végétatif reste quiescent durant toute la durée de la vie séminale ; il n'apparaît pas de « cône végétatif » et ce n'est qu'à la germination que, sur les flancs du méristème caulinaire (GUIGNARD & coll., 1968), s'initient les primordiums des feuilles du bourgeon (Pl. I, 1e). La formation d'une gemmule comportant plusieurs feuilles dès le stade de la graine s'observe rarement (*Phaseolus*) ; c'est le cas des Nymphaeales (GUTTEMBERG, 1958), plantes à affinités monocotyloïdes. En revanche, chez les Monocotylédones, le point végétatif d'abord quiescent se transforme en méristème caulinaire à l'intérieur de la graine : c'est le « cône végétatif » (ou gemmule)¹ lequel comprend, bien individualisées, au moins les deux premières feuilles du bourgeon. Chez les Graminées ce phénomène est poussé à son maximum : la gemmule comporte plusieurs feuilles dont la première différenciée en coléoptile (Pl. II, 2).

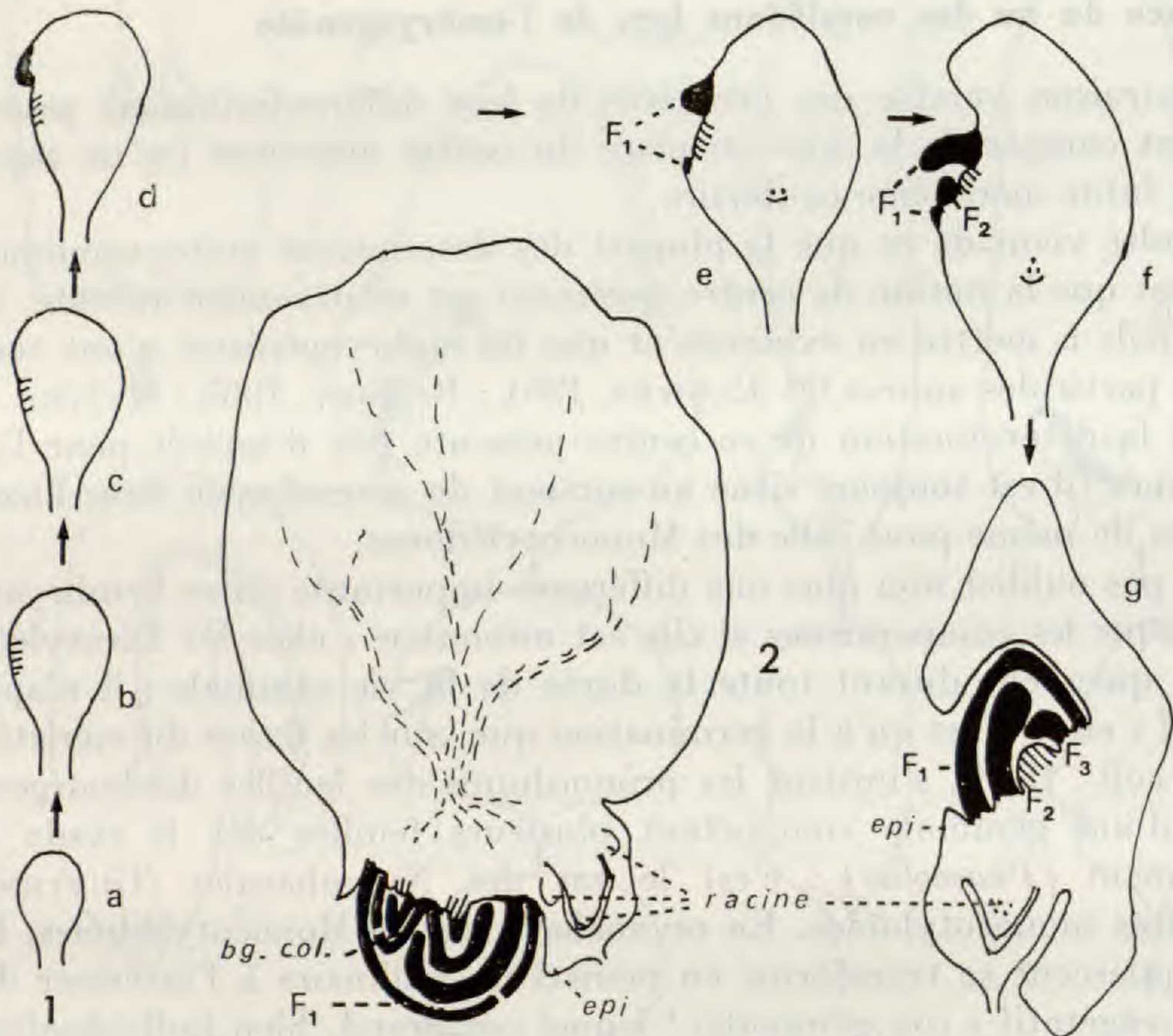
Les Palmiers se classent parmi les Monocotylédones les plus primitives et l'on peut raisonnablement s'attendre à y rencontrer une embryogenèse de type archaïque.

Chez *Cocos nucifera*² (HACCIUS & PHILIP, 1979), dès le proembryon (Pl. I, 2a), se différencient deux régions méristématiques de part et d'autre du sommet du proembryon, lequel est occupé par un méristème d'attente : rien ne distingue un tel embryon de celui d'une Dicotylédone. Mais ici (Pl. I, 2b, 2c) une seule des deux régions méristématiques se développe, repoussant latéralement la zone quiescente (toujours reconnaissable à sa couleur claire).

Le processus s'accélère à une vitesse étonnante (Pl. I, 2b, 2c, 2d). Ce n'est que bien plus tard, lorsqu'il a été déplacé, tout en bas de l'embryon, par la croissance de l'unique cotylédon, que le flanc externe du méristème d'attente entre en division (zone sombre) et produit le primordium de la première feuille (F_1), puis sur le flanc interne du méristème la seconde feuille F_2 (Pl. I, 2e, 2f).

1. Il en résulte que, chez les Monocotylédones, l'emploi du terme point végétatif, lequel correspond d'abord au centre quiescent puis au cône végétatif, est une source de confusion.

2. Dans notre travail sur l'embryon du *Chamaerops humilis* (GUIGNARD, 1961b), un des premiers réalisés dans ce groupe, nous ne nous étions pas interrogé sur l'origine latérale ou apicale du méristème caulinaire : pour tous les embryogénistes de l'École française, la gemmule des Monocotylédones se formait latéralement. Après avoir revu nos préparations microscopiques nous sommes convaincu de l'identité du développement chez les genres *Chamaerops* et *Cocos*.



Pl. II. — Embryogenèse des Graminées : 1, (a-g), développement de l'embryon chez le *Sporobolus tenacissimus* ; 2, embryon adulte de *Melocanna bambusoides*. En hachuré le centre quiescent caulinaire ; en pointillé, le centre quiescent radicaire ; en noir les feuilles de la gemmule. Le coléoptile ou première feuille (F_1) apparaît très tôt sous forme d'un bec (1c et 1d). F_2 , F_3 , deuxième et troisième feuilles de la gemmule ; *bg. col.*, bourgeon du coléoptile ; *epi*, épiblaste.

Si l'on considère l'embryogenèse d'un groupe évolué comme celui des Cypéales (GURGNARD, 1961a ; JUGUET, 1971), la description de la mise en place du méristème caulinaire est quelque peu différente. Chez *Cyperus fuscus*, pris à titre d'exemple (Pl. I, 4a, 4e), la multiplication méristématique à l'origine de l'unique cotylédon se confond avec la croissance du sommet du proembryon (fig. 4b) et la zone quiescente à l'origine du cône végétatif (fig. 4c) se différencie d'emblée latéralement (au niveau de l'étage l' des embryogénistes). Quant aux premières manifestations de multiplication cellulaire à l'origine de la formation des primordiums du cône végétatif, c'est chez un embryon déjà volumineux comprenant plusieurs milliers de cellules qu'elles s'observent (fig. 4e). Chez la majorité des Dicotylédones, nous l'avons vu, ces phénomènes n'ont lieu qu'à la germination.

LES DIFFÉRENTS TYPES D'EMBRYON DES MONOCOTYLÉDONES

Les embryons les plus archaïques chez les Monocotylédones comme chez les Dicotylédones sont caractérisés par une masse importante (embryon à développement lent : delayed embryo de HACCUS, 1975 ; embryon euembryé de VALLADE, 1976). C'est le cas de *Cocos*

nucifera chez lequel l'importance de la masse embryonnaire permet notamment l'étonnante translation du centre quiescent d'une position terminale (dans l'axe du proembryon) à une position latérale.

L'évolution, parallèle à ce qui s'observe chez les Dicotylédones, conduit à des embryons de types condensés possédant un petit nombre de cellules et chez lesquels la mise en place des centres quiescents radicaire et caulinaire se fait précocement (embryon néoténique de GUIGNARD, 1975 ; type leptoembryé de VALLADE, 1976) : chez ces embryons le développement du cotylédon se confond avec celui de l'apex du proembryon ; la zone quiescente à l'origine du cône végétatif se trouve d'emblée placée latéralement. Tout se passe comme si l'évolution faisait l'économie du mouvement amenant le centre quiescent axial en position latérale : il y a accélération ontogénique. C'est le stade où en sont arrivés les Cypéales.

Entre ces cas extrêmes — embryons de Palmiers, embryons de Cypéracées — tous les intermédiaires se rencontrent (Pl. I, 3 ; Pl. II), ce qui rend vaine la querelle entre « terminalistes » et « latéralistes ».

Les Liliiflores, groupe central des Monocotylédones, sont caractérisées par un centre quiescent latéral (étage *l'* ; LONGEVIALLE, 1973) à l'origine d'un cône végétatif apparaissant tardivement en position basse. Ici et là, quelques espèces, comme *Agapanthus umbellatus* (GUIGNARD & MESTRE, 1969), présentent un centre quiescent (Pl. I, 3) individualisé encore près de l'apex embryonnaire (étage *l*).

Un cas particulièrement intéressant est celui des Hélobiales, groupe qui a fourni les premiers cas d'embryons de Monocotylédones à « point végétatif » terminal (CAMPBELL, 1928 ; HACCIUS & LAKSHMANAN, 1966...). Dans cet ensemble on peut en effet distinguer deux groupes correspondants au phylum des Potamogetonales et des Alismatales (LY THI BA & GUIGNARD, 1979) : chez les premiers le méristème d'attente apparaît très tôt près du sommet (LY THI BA & GUIGNARD, 1976*b* ; LY THI BA & coll., 1978) au niveau de l'étage *l* ; chez les seconds son apparition est tardive, très latérale en *l'* (LY THI BA, 1976*a* ; SWAMY, 1980). Le niveau de différenciation de l'axe caulinaire présente ainsi, au moins dans certain cas, un intérêt systématique.

Chez les Graminées (Pl. II) on assiste, comme chez la majorité des Monocotylédones à une différenciation latérale (étage *l'*). La présence du coléoptile, préfeuille adossée au cotylédon, peut étonner, car chez toutes les autres Monocotylédones la première feuille du cône végétatif est opposée au cotylédon. Dès lors que tous les bourgeons des Graminées, tant ceux des axes végétatifs que ceux des axes floraux (BAILLON, 1882 ; JACQUES-FÉLIX, 1957, 1982*a*) possèdent une préfeuille adossée, on conçoit que le bourgeon de l'embryon ait acquis également cette structure ; de même on comprend que la ramification sympodiale de la plante adulte, toujours par un mécanisme d'accélération ontogénique, se traduise par la présence d'un bourgeon différencié à l'aiselle du coléoptile chez plusieurs genres (*Avena*, *Hordeum*, *Coix*, *Melocanna*...) : les Graminées sont pratiquement les seules à avoir acquis, dès le stade séminal, une structure de plantule ce qui accélère d'autant les processus de la germination.

CONCLUSION

Quelles que soient les remarquables différenciations qu'ait intégrées l'embryon monocotylé, celles-ci — même dans le cas des Graminées — s'insèrent dans une structure valable pour l'ensemble des Monocotylédones.

L'embryon, chez cette classe, possède un cotylédon, lequel se différencie très tôt et repousse sur le côté le centre quiescent, qui, primitivement axial (cas des Palmiers), se différencie lui même de plus en plus latéralement au cours de l'évolution.

Aucun avortement de l'axe primaire du proembryon n'est à envisager.

Monocotylédones et Dicotylédones dérivent bien d'ancêtres qui possédaient au moins deux cotylédons.

BIBLIOGRAPHIE

- BAILLON, H., 1891. — Dictionnaire des Plantes 3, Paris.
- CAMPBELL, D. H., 1928. — The phylogeny of the Angiosperms. *Bull. Torrey Bot. Club* 55 : 479-497.
- GUIGNARD, J.-L., 1961a. — Cypéracées. Développement de l'embryon chez le *Cyperus vegetus* Willd. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 252 : 2125-2127.
- GUIGNARD, J.-L., 1961b. — Embryogénie des Palmiers. Développement de l'embryon chez les le *Chamaerops humilis* L. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 253 : 1834-1836.
- GUIGNARD, J.-L., 1962. — Recherches sur l'embryogénie des Graminées : rapports des Graminées avec les autres Monocotylédones. *Ann. Sci. Nat. Bot.*, ser. 12, 2 : 491-610.
- GUIGNARD, J.-L., 1975. — Du cotylédon des Monocotylédones. *Phytomorphology* 25 : 193-200.
- GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1967. — Embryogénie des Caryophyllacées. Développement de l'embryon chez le *Cerastium pumilum* Curt. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 265 : 111-114.
- GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1969a. — Embryogénie des Amaryllidacées. L'origine du cotylédon chez l'*Agapanthus umbellatus* L'Hér. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 268 : 3068-3070.
- GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1969b. — L'origine du cotylédon et du cône végétatif de la tige chez les Monocotylédones. *Bull. Soc. Bot. France* 116 : 207-214.
- GUIGNARD, J.-L. & MESTRE, J.-C., 1970. — L'embryon des Graminées. *Phytomorphology* 20 : 190-197.
- GUIGNARD, J.-L., MESTRE, J.-C. & PAYRASTRE, M.-F., 1968. — Le devenir de l'apex caulinaire lors de la germination du *Cerastium glomeratum* Thuill. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 266 : 1246-1248.
- GUTTEMBERG, H. VON & MULLER-SHRODER, R., 1958. — Untersuchungen über die Entwicklung des Embryos und der Keimpflanze von *Nuphar luteum* Smith. *Planta* 51 : 481-510.
- HACCIUS, B. & BHANDARI, N. N., 1975. — Delayed histogen differentiation as a common primitive character in cell types of non zygotic embryos. *Phytomorphology* 25 : 91-94.
- HACCIUS, B. & LAKSHMANAN, K. K., 1966. — Vergleichende Untersuchung der Entwicklung von Kotyledo und Sprobscheitel bei *Pistia stratiotes* und *Lemna gibba* ein Beitrag zum Problem der sogenannten terminalen Blattoorgane. *Beitr. Biol. Pfl.* 42 : 425-443.

- HACCIUS, B. & PHILIP, V. J., 1979. — Embryo development in *Cocos nucifera* L. : A Critical Contribution to a general Understanding of Palm Embryogenesis. *Pl. Syst. Evol.* 132 : 91-106.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1957 et 1958a. — Sur une interprétation nouvelle de l'embryon des Graminées : La nature axillaire de la gemmule. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.* 245 : 1260-1263. — La nature adventive des racines séminales. *Ibid.* 245 : 2085-2088. — Conséquences terminologiques et rapports avec les autres types d'embryons. *Ibid.* 246 : 150-153.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1958b. — Évolution des idées sur l'embryon des Gramineae. *83^e Congrès des Sociétés savantes*, Poitiers, 1958 : 323-337.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1982a. — Les Monocotylédones n'ont pas de cotylédon. *Bull. Mus. natn. Hist. nat., Paris*, 4^e sér., sect. B, *Adansonia* 4 (1-2) : 3-40.
- JACQUES-FÉLIX, H., 1982b. — Les idées méconnues de Henri Baillon sur la structure de l'embryon des Monocotylédones. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, ser. III, 295 : 255-257.
- JUGUET, M., 1971. — *Embryogénie des Cyperaceae et des familles voisines. Applications à la connaissance de l'embryon des Monocotylédones et à la systématique*. Thèse, Amiens.
- LONGEVIALLE, M., 1973. — Compléments d'informations apportés par l'étude des surfaces en embryogénie. Application à l'étude du développement embryonnaire chez *Asparagus officinalis* L. *Mém. Soc. Bot. France* : 367-382.
- LY THI BA, 1981. — Recherches sur la phylogénie des Ranales et des Hélobiales. *Rev. Gen. Bot.* 88 : 43-82 ; 105-197 ; 201-252 ; 347-373.
- LY THI BA & GUIGNARD, J.-L., 1976a. — Embryogénie des Alismatacées. Développement de l'embryon chez le *Damasonium stellatum* Thuill. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, sér. D, 282 : 549-552.
- LY THI BA & GUIGNARD, J.-L., 1976b. — Embryogénie des Potamogetonacées. Développement de l'embryon chez le *Potamogeton lucens* L. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, sér. D, 283 : 151-153.
- LY THI BA & GUIGNARD, J.-L., 1979. — Phylogeny of Helobiae and embryogenic criterion. *Phytomorphology* 29 : 260-266.
- LY THI BA, CAVE, G., HENRY, M. & GUIGNARD, J.-L., 1978. — Embryogénie des Potamogetonacées. Étude en microscopie à balayage de l'origine du cotylédon chez *Potamogeton lucens* L. *Comp. Rend. Hebd. Séances Acad. Sci.*, sér. D, 286 : 1351-1353.
- MESTRE, J.-C. & GUIGNARD, J.-L., 1967. — La mise en place des méristèmes caulinaire et radicaire au cours de l'embryogénèse de *Cerastium pumilum* Curt. *Bull. Soc. Bot. France* 114 : 387-396.
- RONDET, P., 1965. — Mise en place des méristèmes chez les Angiospermes au cours de l'embryogénèse. *Bull. Soc. Fr. Phys. vég.* 11 : 175-186.
- SWAMY, B. G. L., 1980. — Embryogenesis in *Sagittaria sagittaefolia*. *Phytomorphology* 30 : 204-212.
- SWAMY, B. C. L. & KRISHNAMURTHY, K. V., 1977. — Certain conceptual aspects of meristems. II. Epiphysis and shoot apex. *Phytomorphology* 27 : 1-8.
- TAKHTAJAN, A. L., 1966. — *The taxonomy and phylogeny of the flowering plants*, Moscou.
- VALLADE, J., 1976. — *Contribution à la connaissance des problèmes fondamentaux de l'embryogénèse chez les Angiospermes. Recherches sur le *Petunia hybrida* Hort. et quelques autres espèces*. Thèse, Dijon.
- YAKOVLEV, M. S. & KAMELINA, O. P., 1973. — *Melocanna bambusoides* embryo development. *Botanicesky Zurnal.* 58 : 248-263.